

Связи популяционной динамики и расселения мелких млекопитающих с изменениями сообществ в мозаичной среде: современное состояние и перспективы

Ф. КИСИНГ, Р. ОСТФЕЛЬД

*Факультет биологии, Сиена колледж
515 Лаудон Роад, Лаудонвилль, Нью-Йорк 12211, США*

*Институт экосистемных исследований,
п/я АВ, Раут 44А, Миллбрук, Нью-Йорк 12545, США*

АННОТАЦИЯ

Наземные ландшафты в значительной степени фрагментированы в результате действия как природных, так и антропогенных факторов. Вопрос о том, как животные реагируют на гетерогенность природной среды, является важным и спорным вопросом в экологии. Мы представляем анализ современного состояния и перспектив исследования связей между популяционной динамикой мелких млекопитающих и динамикой сообществ в мозаичной среде. Наши исследования на северо-востоке Соединенных Штатов показали, что для популяционной динамики белоногого хомячка в дубовых лесах большое значение имеет качество локальных местообитаний. Эти исследования также показали, что на пике численности происходит расселение животных из местообитаний высокого качества в соседние, более бедные биотопы. Мы сравниваем две альтернативные модели для характеристики перемещений между разными местообитаниями и обсуждаем результаты проверки этих гипотез в природной среде. И, наконец, мы даем подтверждение тому факту, что динамика мышевидных грызунов в гетерогенных местообитаниях может значительно влиять на динамику сообществ вследствие их биоценотической роли как неспециализированных консументов и распространителей эктопаразитов, являющихся переносчиками болезней человека.

ВВЕДЕНИЕ

Современный ландшафт Нью-Йорка и Новой Англии на северо-востоке Соединенных Штатов обеспечивает широкий простор для экологического экспериментирования. Триста лет назад этот регион был почти сплошь покрыт умеренным лиственным лесом, основу которого составляли каштаны, дубы, клены, буки и гикори. С заселением края европейцами и развитием сельского хозяйства в 1600-е и 1700-е годы первичные леса в значительной степени были уничтожены. С середины 1800-х до середины 1900-х годов этот процесс, однако, пошел в обратном направлении, так как экономическая депрессия, урбанизация и открытие впоследствии

плодородных земель на западе страны побудили фермеров покинуть восточные поля и пастбища. Как только эти поля освободились от сельскохозяйственных культур, они стали зарастать сначала травянистыми растениями, а позднее – кустарниками и деревьями. Результатом этого сейчас, спустя 50–150 лет после вывода земель из сельскохозяйственного оборота, является широко распространенная мозаичность ландшафта, при которой лесные массивы перемежаются с залежами, на которых все еще доминирует травянистая или кустарниковая растительность.

На юго-востоке штата Нью-Йорк эта мозаика состоит из трех основных типов местообитаний: лесов с доминированием дубов (*Quercus* spp.), лесов с доминированием кленов (*Acer*

spp.) и сосен (*Pinus* spp.) и залежей, покрытых травами и кустарниками. Эти три типа местообитаний отражают историческое прошлое в использовании данных земель. Дубовые леса были прежде пастбищами или участками лесозаготовок, кленовые леса – пашнями, а участки без древесной растительности относительно недавно освободились от сельскохозяйственных культур [1]. Вместе эти биотопы составляют большинство сельских и полусельских ландшафтов в регионе. Все три типа местообитаний связаны между собой переходными зонами. Границы между дубовыми и кленовыми лесными участками представляют собой смешанные зоны примерно 5–10 м шириной и часто очерчены разрушенными каменными стенами (которые некогда разгораживали поля и пастбища), в то время как границы между лесными участками и залежами вполне отчетливы.

Гетерогенность лесных ландшафтов северо-востока Соединенных Штатов – явление не исключительное. Везде в мире умеренные и тропические леса в значительной степени подвергаются этому процессу [2–5]. И поскольку мозаичные местообитания увеличиваются с пугающей скоростью, влияние гетерогенности ландшафта на биоразнообразие, экологические взаимодействия и популяционные процессы далеко превосходит его теоретическую значимость.

Гетерогенность среды и популяционные процессы у мелких млекопитающих. Широкий интерес к влиянию гетерогенности среды на популяционные процессы вызван исследованиями в нескольких лабораториях Северной Америки и Европы. В этих исследованиях использовались искусственно фрагментированные местообитания в качестве модельных систем, чтобы выявить роль мозаичности местообитаний в демографии мелких млекопитающих. В целом эти работы были направлены на изучение реакций сообществ, популяций и индивидуумов, обусловленных различиями: (1) в степени фрагментированности ландшафта [6, 7], (2) в размерах и форме локальных местообитаний [8–13] и (3) в качестве местообитаний [14]. Общий подход в этих исследованиях заключался в том, чтобы разделить сплошной луг с помощью выкашивания на отдельные островки различной формы и затем проследить реакции различных видов мелких млекопитающих на

экспериментально вызванную гетерогенность среды. Некоторые результаты исследований оказались неожиданными, например, что индивидуальная и популяционная продуктивность часто выше во фрагментированной среде, чем в однородной, и выше на небольших участках, чем в крупных локальных местообитаниях. Типичный размер отдельного участка в этих исследованиях варьировал от 0,003 до 1 га.

Эти работы, выполненные на искусственно фрагментированных ландшафтах, привлекательны по нескольким причинам. Во-первых, при изучении мелких млекопитающих, имеющих небольшие индивидуальные участки и часто достигающих высоких локальных плотностей, можно экспериментально манипулировать с большим количеством образцов на относительно небольшом пространстве. Во-вторых, искусственные ландшафты легко создаются, потому что для многих видов мелких млекопитающих, населяющих травянистые местообитания, высокая густая растительность значима и как пища, и как защита от хищников. Таким образом, выкашивание травы вокруг островов некошенной растительности является приемлемым и простым способом создания фрагментированных ландшафтов. Наконец, мелкие млекопитающие могут представлять собой модели для других позвоночных, требующих охраны, поскольку грызуны часто территориальны и характеризуются сложными социальными взаимодействиями и популяционной динамикой.

Тем не менее неизвестна степень соответствия экспериментально фрагментированных ландшафтов и реакций на них популяций мелких млекопитающих природным – другим видам либо ландшафтам, в которых размеры локальных местообитаний в целом значительно больше. Один из ключевых вопросов состоит в том, соответствуют ли реакции мелких млекопитающих, наблюдаемые при фрагментации территории на небольшие участки, реакциям на изменения ландшафта в более крупных масштабах [6, 7, 10].

Дубовые леса и популяционная динамика белоногого хомячка. В большинстве работ, посвященных изучению популяционных процессов в природных ландшафтах, основное внимание уделяется динамике популяции внутри одного типа местообитания. Например, семь

лет назад один из нас (Остфельд) изучал популяционную динамику белонного хомячка (*Peromyscus leucopus*) в дубовых лесах – одном из трех типичных ландшафтов в нашем районе исследования. В этих исследованиях установлено, что популяционная динамика хомячка в дубовых лесах находится в сильной зависимости от обилия желудей [15]. За 7 лет наблюдений за продуктивностью дубов и плотностью хомячков мы зафиксировали 3 года с высокими урожаями желудей (1991, 1994 и 1997) и 4 года – с низкими (1992, 1993, 1995, 1996). В зимний период 1991–1992 и 1994–1995 гг. популяционная плотность хомячка оставалась постоянной или увеличивалась, в то время как в зимы, следующие за неурожаем желудей, численность популяции неизменно снижалась. Низкая зимняя смертность и высокая интенсивность размножения в годы, следующие за урожайными, приводили к росту численности, которая обычно достигала пика к середине лета, а к осени следовало резкое или постепенное снижение численности (рис. 1). Почти одинаковый характер летних пиков и осенних спадов численности, наблюдаемых после урожайных лет в Северной Америке, Европе и Новой Зеландии [16–18], показывает, что взаимосвязи между количеством хомячков и урожаем желудей или других плодовосемян носят всеобщий характер.

То, что обилие желудей вызывает значительное увеличение численности популяций хомячков, вполне ясно, остаются непонятными причина(ы) снижения плотности после пика численности. Существуют два косвенных доказательства, что одной из решающих причин снижения плотности является эмиграция животных в соседние местообитания. Во-первых, наши исследования динамики популяций мелких млекопитающих на залежах показывают, что плотность хомячков на залежах, примыкающих к лесам, увеличивается с середины к концу лета и к осени после урожайного года, причем этот рост начинается на 7 мес позже, чем в дубовых лесах (рис. 2). Во-вторых, изучение обилия специализированных паразитов, черноногих клещей (*Ixodes scapularis*), показало, что клещи расселяются, используя хомячков как хозяев, из дубовых лесов в кленовые и на залежи в годы с высокой плотностью хомячков [19]. Таким образом, мы предполагаем, что "высокое" качество дубовых местообитаний для популяций хомячков в годы с высоким урожаем желудей приводит к эмиграции животных на соседние залежи и в кленовые леса, которые имеют менее "высокое" качество и в урожайные годы поддерживают популяции хомячков с меньшей численностью.

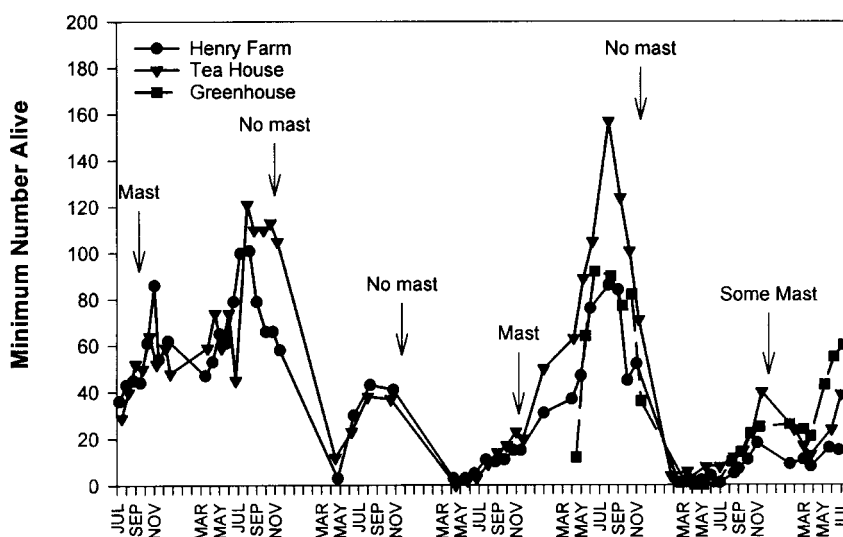


Рис. 1. Популяционная плотность хомячков на трех 2,25 га участках с доминированием дуба в Институте экосистемных исследований в Миллбруке (Нью-Йорк, США). 1991 и 1994 кормные годы отмечены стрелками. (По оси абсцисс указаны год и месяц, по оси ординат – минимальная оценка количества жив отных, обитающих на участках, стрелками указаны годы с разной урожайностью: must – урожайные, no must – неурожайные и some mast – со средней урожайностью).

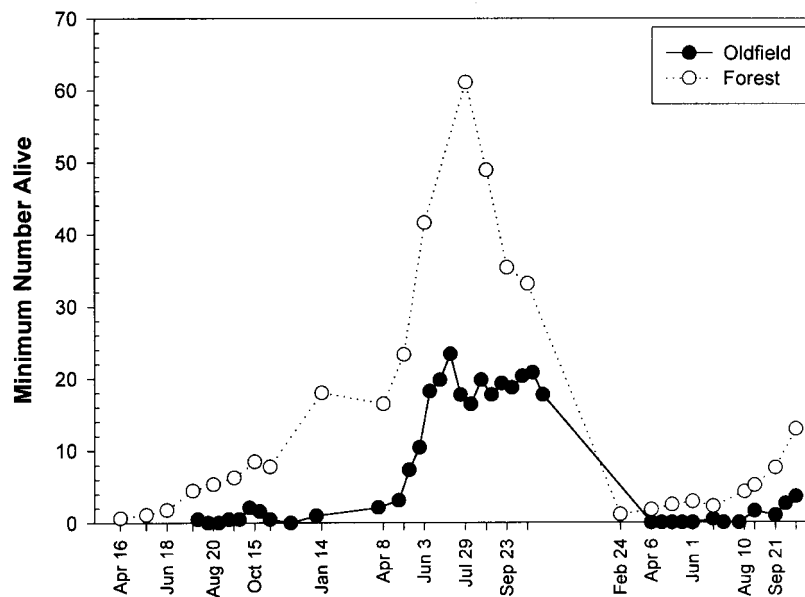


Рис. 2. Популяционная плотность хомячков (на гектар) на лесных (пунктирная линия) и на залежных (сплошная линия) участках с 1994 по 1996 г. Популяционная плотность на залежи начала увеличиваться весной 1995 г., спустя 3 мес после увеличения ее в дубовом лесу, последовавшем после кормного 1994 г. (По оси абсцисс указан месяц, по оси ординат – минимальная оценка количества животных, обитающих на участках).

КАЧЕСТВО ЛОКАЛЬНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА

Модель "источник–сток" (source–sink model).

Считается, что динамика популяций подвижных организмов, обитающих в неоднородной среде, имеет характер типа "источник–сток". Для понимания ландшафтной экологии и популяционной регуляции у животных и растений очень важно принимать во внимание схожесть основных черт динамики популяций (например, [20] и ссылки там же). Степень, с которой природные популяции согласуются с этой моделью, является решающей для характеристики динамики популяций [20–24], эволюции структуры занимаемых ниш [25, 26] и сохранения видов и ландшафтов [20, 24, 27–29]. Более того, современная теория предполагает, что различные местообитания со временем могут менять свой статус от "источника" к "стоку" и наоборот, со значительными последствиями для эволюции выбора местообитаний и структуры ниш [26, 30–32]. Однако, несмотря на теоретическую и практическую значимость теории "источник–сток", лишь в немногих исследованиях точно определено, соответствуют ли популяции модели "источник–сток", особенно в сравнении с другими моделями расселения и

пространственного размещения в пространственно-гетерогенной среде, такими как идеальное независимое распределение (ideal free distribution). Еще меньшее число работ посвящено изучению временных изменений популяционного статуса ("источник" или "сток") внутри отдельных типов местообитаний [20, 33]. Несомненных подтверждений наличия "источник–сток" динамики и отличий подобной динамики от других моделей пространственного распределения, таких как идеальное независимое распределение [24, 33] или более близкой балансовой модели расселения [34], почти нет [20, 34–37].

Популяции–"источники" можно определить как популяции, в которых при равных условиях относительная приспособленность индивидуумов > 1 , результатом чего является положительная скорость популяционного роста. Основной вывод, вытекающий из этого определения, состоит в том, что эти популяции являются источниками мигрантов. "Сток"–популяции, по определению, составляют индивидуумы, относительная приспособленность которых при равных условиях < 1 , результатом чего является отрицательная скорость популяционного роста. Таким образом, предполагается, что они могут поглощать иммигрантов из популяций–"источни-

ков". Подобные популяции неспособны поддерживать себя в отсутствие иммиграции. Организмы попадают туда или пассивно, примером чего является перенос планктона [38–40], или они активно вытесняются резидентами из местообитаний—"источников".

Балансовая модель расселения (balanced-dispersal model). В балансовой модели расселения [41, 42], напротив, средняя приспособленность организмов внутри локального местообитания всегда > 1 , даже когда местообитания различаются по качеству. Согласно этой модели, хотя некоторые местообитания и имеют меньшую емкость по сравнению с другими, реально "сток-биотопов" не существует, поскольку даже в местообитаниях низкого качества популяции всегда "самоподдерживаются". Эта модель описывает пространственную динамику, допуская идеальное независимое распределение [43]. Так как увеличение численности популяции в местообитаниях низкого качества будет оказывать более существенное негативное воздействие на среднюю приспособленность, чем такое же увеличение популяционной численности в местообитаниях более высокого качества, то согласно данной модели большая часть индивидуумов должна покидать более бедные местообитания при достижении насыщения емкости среды. Таким образом, в противовес предыдущей модели, балансовая модель расселения предсказывает, что число индивидуумов, перемещающихся между двумя типами местообитаний разного качества, одинаково (сбалансированно), и, таким образом, нет одностороннего потока переселенцев из местообитаний высокого качества в местообитания более низкого качества. Важно отметить, что вне зависимости от того, являются ли местообитания низкого качества "сток-местообитаниями", или просто местообитаниями с низкой емкостью, их заселенность может определяться общей плотностью популяции.

Различия между моделями. Модель "источник-сток" привлекала к себе больше внимания, чем балансовая. Много исследований было посвящено определению типов популяций растений и животных на основе не прямых измерений характерных особенностей популяций в пределах местообитаний, таких как параметры воспроизводства или различия в популяционном росте [44–52]. Однако эти не прямые методы

нуждаются в подтверждении прямыми измерениями *in situ* скоростей популяционного роста и основных направлений перемещений между различными типами местообитаний. Диффендорфер [37] сделал обзор 27 работ (описывающих 28 видов), результаты которых интерпретировались как подтверждающие модель "источник – сток", и обнаружил, что только 8 из них содержат данные, которые позволяют выявить, являются ли популяции, заселяющие бедные местообитания, "сток"-популяциями или они способны сами себя поддерживать. Еще меньше исследований, в которых авторы смогли определить, являются ли перемещения направленными (из "источника" к "стоку") или сбалансированными.

В целом существуют три прямых метода определения статуса популяции: (1) ограничение расселения с помощью загородки или других барьеров, результатом чего будет высокая скорость популяционного роста в популяции-"источнике" и снижение численности или вымирание популяции-"стока"; (2) измерение итоговой интенсивности перемещения между разными типами местообитаний, показывающими, является ли конкретное местообитание только источником эмигрантов или, наоборот, только приемником иммигрантов; (3) измерение средней приспособленности или достоверных ее аналогов. При этом значения > 1 указывают на популяцию-"источник", а значения < 1 – на популяцию-"сток". Все три подхода могут быть использованы, чтобы определить степень, в которой местообитания (дубовый лес, кленовый лес и залежь) способны поддерживать различные по статусу ("источник" или "сток") популяции белоногого хомячка в естественной среде обитания.

Мелкие млекопитающие и "источник"- "сток" динамика. Некоторые особенности поведения белоногого хомячка позволяют предположить, что в мозаичной среде его динамика соответствует характеру "источник-сток". Территориальное поведение этого вида [53] таково, что, вероятно, размещение особей соответствует скорее случайному распределению, при котором доминирующие особи захватывают наиболее удобные участки (см. [24]), чем идеальному независимому распределению [43]. Таким образом, мы предполагаем, что субординанты

или молодые особи часто принуждаются к эмиграции (или эмигрируют добровольно) из местообитаний, где приспособленность высока, туда, где приспособленность низка. Статус белоногого хомячка как эврибионта [54] и полевые исследования, показавшие явно выраженные пространственные демографические различия в связи с разными типами местообитаний [24, 55–59], позволяют предположить, что выбор местообитаний и расселение существенны для популяционной динамики.

Мы предполагаем, что в урожайные годы дубовые леса являются "источник-местообитаниями" для белоногого хомячка, в это же время кленовые леса и залежи поддерживают "сток"-популяции (рис. 3, а). Мы также предполагаем, что в годы с низкой урожайностью из-за плохой обеспеченности кормом и последствий высокой плотности (например, из-за увеличения пресса хищников) дубовые леса становятся "сток"-местообитаниями, в то время как кленовые леса, благодаря их более стабильной урожайности, являются в это время "источник-местообитаниями" (рис. 3, б). Залежи, как мы предполагаем, всегда являются "сток-обитаниями" благодаря их простой структуре, небольшим кормовым ресурсам и наличию доминирующего конкурента – пенсильванской полевки (*Microtus pennsylvanicus*) [60]. Существуют косвенные свидетельства, полученные в других исследованиях, что "источник-сток" модели могут характеризовать динамику мелких млекопитающих в разных природных мозаичных ландшафтах [29, 58, 61–65].

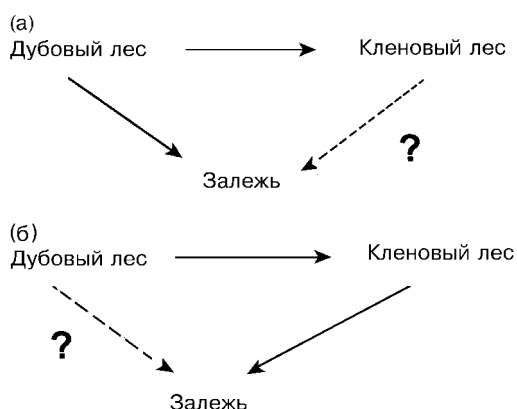


Рис. 3. Предположительные направления перемещений животных между дубовыми и кленовыми лесными участками и залежами. Стрелки показывают направление и относительную интенсивность расселения хомячков в кормные (а) и не кормные годы (б).

ВЛИЯНИЕ ПОПУЛЯЦИОННОГО СТАТУСА НА ПРОЦЕССЫ, ПРОИСХОДЯЩИЕ В СООБЩЕСТВЕ

Для понимания пространственных и временных особенностей колебаний популяций хомячка в мозаичной среде необходимы знания, касающиеся выбора местообитаний и характера расселения за длительный период времени. Характер расселения может также влиять на динамику сообщества. Современные представления о той роли, которую хомячки играют как специализированные консументы и как переносчики клещей, подтверждают это предположение.

Хомячки как консументы. Белоногий хомячок является полифагом и, как известно, потребляет куколок непарного шелкопряда, яйца воробьиных птиц, а также большое разнообразие семян деревьев, фруктов и насекомых. Существуют косвенные свидетельства, что статус популяций внутри отдельного местообитания в мозаичном ландшафте (состоят они главным образом из резидентов или из недавних иммигрантов) будет влиять на их роль как консументов. В недавних исследованиях мы удаляли хомячков из двух лесных участков площадью 2–5 га 2–3 раза в течение недели, вследствие чего получались популяции, состоящие почти полностью из иммигрантов. Мы обнаружили, что такие популяции хомячков оказывали заметно меньшее влияние как хищники на куколок непарного шелкопряда и искусственные птичьи гнезда. Эти результаты поддерживают предположение, что животные из "сток-популяций", состоящих в основном из иммигрантов, могут иметь принципиально иное кормодобывающее поведение, чем животные из "источник-популяций", состоящих в основном из резидентов. Если это так, то популяции разного статуса могут иметь значительные различия в потреблении семян и, как следствие, по-разному влиять на восстановление лесной растительности.

Хомячки как переносчики клещей. Следующее свидетельство в пользу того, что перемещения хомячков в мозаичных местообитаниях влияют на процессы в сообществе, получено из исследований пространственного распределения черноногого клеща (*I. scapularis*). Хомячки – основные хозяева ювенильных стадий этого клеща, в то время как белохвостый олень (*Odocoileus virginianus*) – основной хозяин

взрослых клещей [66]. Из-за того, что эти клещи не способны передвигаться более чем на несколько метров, расселение их в ландшафтах является пассивным процессом, поскольку осуществляется их хозяевами. Ван Бускирк и Остфельд [19] изучили распределение клещей в пяти различных местообитаниях: в лесах с доминированием дуба, с доминированием клена и в трех различных типах залежей. В некоторые годы в определенных местообитаниях они обнаружили большее количество взрослых клещей, чем нимф здесь же несколькими месяцами ранее. Это было непонятно, так как смертность клещей в период от стадии нимфы до взрослой стадии обычно высока. Наиболее вероятно, что клещи попали сюда на своих позвоночных хозяевах – хомячках, которые переселились из соседних местообитаний.

Черноногий клещ является также переносчиком спирохеты (*Borrelia burgdorferi*), которая вызывает болезнь Лайма у людей. Клещи, которые питаются на белоногом хомячке, имеют вероятность заразиться спирохетой на 40–80 % больше, чем клещи, питающиеся на других хозяевах, поскольку хомячки являются основными переносчиками этих бактерий. Таким образом, среди клещей, которые расселяются по местообитаниям посредством хомячков, вероятно, больше зараженных спирохетой, чем среди клещей, питающихся на других хозяевах. Это показывает, что расселение посредством хомячков может играть основную роль в пространственном распределении болезней, вызываемых переносчиками инфекций.

РЕЗЮМЕ

Последствия мозаичности ландшафта для популяций являются объектом пристального изучения. Экспериментальные модели ландшафтов, в которых использовались искусственно фрагментированные, небольшие по площади местообитания, показали, что популяции иногда непредсказуемыми путями отвечают на мозаичность ландшафта. И "источник-сток", и балансовая модели существования популяции в мозаичной среде являются перспективными для теоретического рассмотрения. Однако неоднородность среды широко распространена, и скорость ее распространения увеличивается.

Сейчас нам необходимо проверить, как работают эти модели в реальной среде и на пространственных участках, соотносимых по количеству перемещений подвижных организмов с реальными ландшафтами.

Перевод с английского – Л. Е. Овчинниковой.

ЛИТЕРАТУРА

1. J. S. Glitzenstein, C.D. Canham, M.J. McDonnell, and D. R. Streng, *Bull. Torrey Bot. Club*, Hudson Valley, New York, 1990, 117, 106–122.
2. N. P. Naumov, *The Ecology of Animals*, Urbana, Illinois, Univ. of Illinois Press, 1972.
3. J. F. Franklin, and R. T. T. Forman, *Landscape Ecology*, 1987, 1, 5–18.
4. W. F. Laurance, *Landscape Approaches in Mammalian Ecology*, Minnesota, University of Minnesota Press, 1995, 46–63.
5. S. T. A. Pickett, R. S. Ostfeld, M. Schachak, and G. E. Likens, *The Ecological Basis of Conservation: Heterogeneity, Ecosystems and Biodiversity*, New York, Chapman & Hall, 1997.
6. M. A. Bowers et al., *Oecologia*, 1996, 108, 182–191.
7. M. A. Bowers et al., *Ibid.*, 105, 107–115.
8. J. E. Diffendorfer, M.S. Gaines, and R.D. Holt, *Ecology*, 1995, 76, 827–839.
9. J. E. Diffendorfer, N. A. Slade, M.S. Gaines, and R. D. Holt, *Landscape Approaches in Mammalian Ecology and Conservation*, Minneapolis, Univ. of Minnesota Press, 1995, 175–199.
10. J. L. Dooley, and M. A. Bowers, *Oikos*, 1996, 75, 453–462.
11. J. Foster, and M. S. Gaines, *Ecology*, 1991, 72, 1358–1373.
12. R. J. Collins, and G.W. Barrett, *Lands. Ecol.*, 1997, 12, 63–76.
13. S. J. Harper, E. K. Bollinger, and G.W. Barret, *J. Mammal.*, 1993, 74, 1045–1055.
14. G. W. Barrett, J. D. Peles, and S. J. Harper, *Landscape Approaches in Mammalian Ecology and Conservation*, Minneapolis, Univ. of Minnesota Press, 1995, 157–174.
15. R. S. Ostfeld, C. G. Jones, and J. O. Wolff, *BioScience*, 1996, 46, 323–330.
16. Z. Pucek, W. Jędrzejewski, B. Jędrzejewska, and M. Pucek, *Acta Theriologica*, 1993, 38, 199–232.
17. J. O. Wolff, *J. Mammal.*, 1996, 77, 850–856.
18. C. M. King, *J. Anim. Ecol.*, 1983, 52, 141–166.
19. J. Van Buskirk, and R.S. Ostfeld. *Habitat Heterogeneity, Dispersal, and Local Risk of Lyme Disease*. *Ecol. Applic.* (accepted August 1997). In press.
20. P. C. Dias, *TREE*, 1996, 11, 326–330.
21. A. Shmida, and S. Ellner, *Vegetatio*, 1984, 58, 29–55.
22. R. D. Holt, *Theor. Pop. Bio.*, 1985, 28, 181–208.
23. H. R. Pulliam, *Am. Nat.*, 1988, 132, 652–661.
24. H. R. Pulliam, and B. J. Danielson, *Sources, Sinks, and Habitat Selection: a Landscape Perspective on Population Dynamics*, 137, 1991, 50–66.
25. T. J. Kawecki, *Evol. Ecol.*, 1995, 9, 38–44.
26. R. D. Holt, *Oikos*, 1996, 75, 182–192.
27. R. W. Howe, G. J. Davis, and V. Mosca., *Biol. Cons.*, 1991, 57, 239–255.
28. D. F. Doak, P. C. Marino, and P. Kareiva, *Theor. Pop. Bio.*, 1992, 41, 315–336.

29. A. Matthysen et al., *Belgian J. of Zool.*, 1995, 125, 175–183.
30. D. W. Morris, *Evol. Ecol.*, 1994, 8, 387–406.
31. O. E. Gaggiotti, *Theor. Pop. Bio.*, 1996, 50, 178–208.
32. O. E. Gaggiotti, and P.E. Smouse, *Amer. Naturalist*, 1996, 147, 919–945.
33. D. W. Morris, In L. Hansson, L. Fahrig, and G. Merriam, *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Chapman & Hall, NY, 1995, 110–148.
34. G. J. Davis, and R. W. Howe, *Theor. Pop. Bio.*, 1992, 41, 184–207.
35. T. Oksanen, M. E. Power, and L. Oksanen, *Am. Nat.*, 1995, 146, 565–585.
36. A. R. Watkinson, and W. J. Sutherland, *J. Anim. Ecol.*, 1995, 64, 126–130.
37. J. E. Diffendorfer, *Oikos*. In press.
38. P. A. Keddy, *Oecologia*, 1982, 52, 348–355.
39. A. R. Watkinson, W.M. Lonsdale, and M.H. Andrew, *J. Ecol.*, 1989, 77, 162–181.
40. R. Kadmon, and A. Shmida, *Am. Nat.*, 1990, 135, 382–397.
41. M. A. McPeck, and R. D. Holt, *Ibid.*, 1992, 140, 1010–1027.
42. C. P. Doncaster et al., *Ibid.*, 1997, 150, 425–445.
43. S. D. Fretwell, *Populations in a Seasonal Environment*, Princeton, Princeton Univ. Press, 1972.
44. A. B. Beshkarev et al., *Oikos*, 1994, 71, 375–380.
45. T. M. Donovan et al., *Cons. Biol.*, 1995, 9, 1396–1407.
46. T. M. Donovan et al., *Ibid.*, 1995, 9, 1380–1395.
47. P. L. Meserve et al., *J. Mammal.*, 1995, 76, 580–595.
48. M. P. Skupski, *Ibid.*, 1995, 76, 358–367.
49. J. D. Brawn, and S. K. Robinson, *Ecology*, 1996, 77, 3–12.
50. P. C. Dias et al., *Ardea*, 1994, 82, 363–372.
51. P. C. Dias, and J. Blondel, *Oecologia*, 1996, 107, 79–86.
52. J. N. M. Smith et al., *Ibid.*, 1996, 138, 120–128.
53. J. O. Wolff, M. H. Freeberg, and R. D. Dueser, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1983, 12, 237–242.
54. P. Angelstam, L. Hansson, and S. Pehrsson, *Oikos*, 1987, 50, 123–130.
55. G. H. Adler, and R.H. Tamarin, *Can. J. Zool.*, 1984, 62, 58–64.
56. D. W. Kaufman, and G. A. Kaufman, *Advances in the Study of Peromyscus (Rodentia)*, Lubbock, Texas Tech. Univ. Press, 1989, 233–270.
57. M. H. Kesner, and A. V. Linzey, *J. Mammal.*, 1997, 78, 643–654.
58. D. T. Krohne, J.F. Merritt, S.H. Vessey, and J.O. Wolff, *Can. J. Zool.*, 1988, 66, 2170–2176.
59. A. V. Linzey, and M. H. Kesner, *Can. J. Zool.*, 1991, 69, 76–81.
60. R. S. Ostfeld, R.H. Manson, C.D. Canham, *Ecology*, 1997, 78, 1531–1542.
61. J. R. Cummings, and S.H. Vessey, *Am. Mid. Nat.*, 1994, 132, 209–218.
62. T. E. Nupp, and R.K. Swihart, *Can. J. Zool.*, 1996, 74, 467–472.
63. K. J. Halama, and R.D. Dueser, *Oikos*, 1994, 69, 107–114.
64. W. I. Montgomery, W. L. Wilson, R. Hamilton, and P. McCartney, *J. Anim. Ecol.*, 1991, 60, 179–192.
65. D. T. Krohne, B. A. Dubbs, and R. Baccus, *Am. Mid. Nat.*, 1984, 112, 146–156.
66. Ostfeld, R.S., *Amer. Scientist*, 1997, 85, 338–346.

Linking Dispersal and Population Dynamics of Small Mammals to Community Dynamics in a Patchy Landscape: a Prospectus for Research

FELICIA KEESING and RICHARD S. OSTFELD

Terrestrial landscapes are increasingly subject to fragmentation as a result of both natural and anthropogenic influences. How animals respond to fragmentation in the real world is an important ecological issue. We provide a prospectus for research linking population dynamics of small mammals to community dynamics in patchy landscapes. Our studies in the northeastern United States demonstrate the importance of patch quality to the population dynamics of whitefooted mice (*Peromyscus leucopus*) within oak forest patches. These studies also provide evidence for dispersal of mice from patches of high quality to neighboring patches of lower quality when mouse densities are at or near a peak. We contrast two alternative models for characterizing such dispersal between patch types – the source–sink and balanced dispersal models – and discuss means of testing these alternatives in real landscapes. And finally, we evaluate evidence that mouse dynamics among landscape patches may fundamentally influence community dynamics through their roles as generalist consumers and as dispersers of specialized ectoparasites, which are vectors of disease in humans.